色季拉山 10 种报春花属植物花粉形态及其分类学意义

刘林，张良英*，程贵兰，何丹，张力飞，孟凡丽

（辽宁农业职业技术学院，辽宁 营口 115009）

摘要：采用扫描电镜法，观察、比较了西藏色季拉山 10 种报春花的花粉形态特征，并进行聚类分析，以期为该属植物分类提供孢粉学证据，并进一步为西藏报春花属植物杂交育种及种质资源的利用提供参考。结果表明：（1）供试 10 种报春花属植物的花粉形状为扁球形、近球形，其中工布报春（*Primula kongboensis*）的花粉粒最小，暗紫脆蒴报春（*P. calderiana*）的花粉粒最大；西藏报春（*P. tibetica*）为多沟型花粉，其余报春花的花粉一般具 3 孔沟，大部分孔沟在极区汇合形成复合沟。（2）花粉外壁纹饰大多为穴状或网状纹饰，其中中甸灯台报春（*P. chungensis*）和西藏报春为网状纹饰中的粗网状类型。（3）基于花粉形态的聚类分析与植物学分类表现出一定的一致性，但粉报春组的西藏报春和工布报春则由于在孢粉学特征上具有明显差异，保持了相对较远的亲缘关系。研究初步认为，色季拉山 10 种报春花粉形态存在种间差异，可为植物分类提供一定的参考依据，但进行分类时仍需结合形态学特征、分子生物学等方面综合考虑。

关键词：报春花属，西藏，花粉形态，聚类分析，孢粉学

中图分类号：Q944.58　　　　　　**文献标识码：** A

Pollen morphology and its taxonomic significance of 10 *Primula* species from the Sygera Mountains

LIU Lin, ZHANG Liangying*, CHENG Guilan, HE Dan, ZHANG Lifei, MENG Fanli

（*Liaoning Agricultural Technical College*, Yingkou 115009, Liaoning, China）

Abstract: *Primula* is an important genus of Primulaceae, which has high ornamental value because of diverse flower colors and long flowering period. In order to provide palynology basis for the taxonomy of this genus, we observed and compared the pollen morphological characteristics of 10 *Primula* species from the Sygera Mountains in Tibet by scanning electron microscopy(SEM). Moreover, clustering analysis was carried out on the basis of these characteristics of pollen morphology. The results were as follows: (1) Pollen shapes of 10 *Primula* species varied from oblate to nearly spherical. Among these species, the pollen of *P. calderiana* was the biggest, and the smallest was that of *P. kongboensis*. The germinal aperture of *P. tibetica* was stephanocolpate type. The other pollens usually were tricolporate type, most of the colpus converged to form parasynocolpus in the polar region. (2) The pollen exine ornamentation were mostly foveolate or reticulate, which of *P. chungensis* and *P. tibetica* were coarsely reticulate. (3) In traditional classification, 10 species belong to 7 sections respectively. Clustering analysis based on pollen characteristics showed a certain level of consistency with the traditional classification. However, *P. tibetica* and *P. kongboensis*, both belonging to Sect. *Aleuritia*, maintained a relatively

基金项目：西藏自治区自然基金-农牧学院厅校联合项目(2016ZR-NY-12)；辽宁省教育厅科学研究经费项目(L202003)；辽宁农业职业技术学院院级科研项目(2020-03)[Supported by Natural Science Foundation of Tibet (2016ZR-NY-12)；Scientific Research Fund of Liaoning Education department（L202003）；Scientific Research Fund of Liaoning Agricultural Technical College (2020-03)]。

第一作者：刘林(1980-)，博士，副教授，研究方向为园艺植物生理及种质资源研究，（E-mail）103161474@qq.com。

***通信作者：**张良英，硕士，副教授。研究方向为植物资源研究，（E-mail）413193634@qq.com。

distant relationship due to their obvious differences in pollen traits. The preliminary results show that there are interspecific differences in the pollen morphology of 10 *Primula* species, which can provide a certain degree of reference for classification of plants. But it should be reminded that in addition to pollen characteristics, morphology and molecular biology still need to be comprehensively considered in classification.

Key words: *Primula*, Tibet, Pollen morphology, Clustering analysis, Palynology

报春花与杜鹃、龙胆并称为“三大高山花卉”（王睿，2016），因其花色丰富、花期多样，具有极高的观赏价值，被广泛应用于园林造景及人工栽培（周琳等，2020）。丰富的种质资源是良种选育的物质基础。我国的报春花属（*Primula*）植物种类繁多，约有 300 种（Hu & Sylvia, 1996），占全世界总数的 60%，资源分布量巨大。其中，云南、四川及西藏东南部等高山地区（刘淑娟，2014；吴兴，2017；黎昌汉，2017）为我国报春花属植物资源的分布与多样化中心。然而，国内现阶段对该属植物资源的研究和利用尚显欠缺，亟需加强对我国报春花属植物资源的调查研究，以充分发掘资源优势，为种质资源的开发利用及新品种培育奠定基础。

与植物的茎、叶等器官的表型特征相比，花粉形态具有较强的遗传保守性，在植物系统分类、遗传多样性等方面具有积极的参考价值（王盼盼等，2016）。报春花属植物的孢粉学特征可为种间及组间等分类阶元的区分提供重要参考。Anderberg 等（2000）对倒卵叶报春组（Sect. *Carolinella*）的 7 种植物研究认为，其在花粉形态特别是萌发孔的数量与分布上存在显著的种间差异，组内花粉形态多样性丰富。报春花属植物多数具有花柱二型性，而长、短花柱类型的花粉在形态特征上也会存在一定差异。如，黄花九轮草（*P. veris*）的不同花柱类型花粉在花粉大小、萌发沟数量等方面存在一定差异（Halbritter et al., 2018）。

目前，国内对报春花属花粉形态的研究尚少，且主要集中于不同居群或花柱类型的花粉形态差异、毛茛叶报春组（Sect. *Ranunculoides*）的孢粉学分类意义等方面。徐丛云（2019）对安徽羽叶报春（*Primula merrilliana*）32 个居群的花粉研究发现，该种存在多沟型与散孔型 2 种花粉，推测其可能为包含 2 个（以上）物种的复合体。对胭脂花（*P. maximowiczii*）7 个居群进行孢粉学研究，表明长花柱类型的花粉性状平均变异系数较小，因此比短花柱植株的性状更为稳定（边晓萌等，2016）。现有研究对报春花属植物不同种间的孢粉学特征涉及较少，且缺乏对本属植物不同种类花粉形态的详细数据。

西藏是我国报春花资源的主要分布地之一，约有 115 种（郑维列，1992），许多为当地特有种（Hu & Sylvia, 1996）。但目前，对西藏报春花属植物的研究、保护及利用相对不足（郑维列，1992；张杰等，2017；刘林等，2018）。色季拉山地处藏东南半湿润区与湿润区的过渡地带，海拔 2 100～5 200 m，垂直落差大，蕴藏着丰富的植物资源。报春属植物在该区域有 12 种及变种，主要分布于海拔 3 000 m 以上地带（郑维列，1992），其中不少为当地特有种。

该研究以西藏色季拉山为研究区域，依托该地区丰富的特色报春花属植物资源，调查、收集 10 种报春花粉，采用扫描电镜技术，通过观测、比较不同种类的花粉形态特征，分析其亲缘关系，拟探讨以下问题：（1）通过研究供试 10 种报春花粉形态特征分析该区域的报春花粉与其他地区同属或同组植物在花粉形态上的异同；（2）孢粉学特征在报春花属植物分类和系统演化方面的指导意义。

1 材料与方法

1.1 试验材料

10 种报春花属植物的花粉于 2017 年 4—6 月在色季拉山采集，其鉴定参考 Hu & Sylvia（1996）的分类方法，供试 10 种报春具体信息见表 1。每种报春分别从 5 个单株上采集成熟且尚未散开的新鲜花药，置于戊二醛保存液中低温保存，送西北农林科技大学电镜室扫描拍照。

表 1 试验材料基本信息

Table 1 The essential informations of the experimental materials

种名及编号 Species name and number	组 Sect.	采集地点 Sampling sites 经纬度 Coordinates	采集地点 Sampling sites 海拔 Elevation （m）	花期 Flowering time
1. 宽裂掌叶报春 *P. latisecta*	指叶报春组 Sect. *Cortusoides*	94°44′16.1″E 29°49′7.9″N	3 171	5-6 月 May-June
2. 暗紫脆蒴报春 *P. calderiana*	脆蒴报春组 Sect. *Petiolares*	94°40′0.2″E 29°37′13″N	4 469	4 月中-6 月 Mid April-June
3. 中甸灯台报春 *P. chungensis*	灯台报春组 Sect. *Proliferae*	94°44′12.3″E 29°49′15.8″N	3 103	5 月-7 月初 May-early July
4. 杂色钟报春 *P. alpicola*	钟花报春组 Sect. *Sikkimensis*	94°44′18.0″E 29°49′9.8″N	3 156	5-7 月 May- July
5. 巨伞钟报春 *P. florindae*	钟花报春组 Sect. *Sikkimensis*	94°43′03.1″E 29°40′15.1″N	3 740	6 月中-7 月 Mid June- July
6. 林芝报春 *P. ninguida*	雪山报春组 Sect. *Crystallophlomis*	94°40′0.2″E 29°37′13″N	4 469	5-6 月 May-June
7. 折瓣雪山报春 *P. advena*	雪山报春组 Sect. *Crystallophlomis*	94°42′06.1″E 29°37′04.5″N	4 261	6 月中-7 月 Mid June- July
8. 西藏报春 *P. tibetica*	粉报春组 Sect. *Aleuritia*	94°43′44.1″E 29°42′05.6″N	3 507	5-6 月 May-June
9. 工布报春 *P. kongboensis*	粉报春组 Sect. *Aleuritia*	94°37′56.3″E 29°39′24.1″N	4 398	5-6 月 May-June
10. 白心球花报春 *P. atrodentata*	球花报春组 Sect. *Denticulata*	94°42′06.1″E 29°37′04.5″N	4 261	4 月中-6 月初 Mid April- early June

1.2 试验方法

将置入戊二醛溶液的花粉用 pH 值 6.8、浓度 0.1 mol/L 的磷酸缓冲液漂洗 5 次，10 min/次；依次用 30%、50%、70%、80%、90% 浓度的乙醇脱水 1 次，15 min/次；100% 浓度乙醇脱水 3 次，30 min/次；乙酸异戊酯置换 2 次，20 min/次。然后将花粉紧密包裹于滤纸中用 CO_2 临界点干燥仪干燥。

用导电胶带将处理后的花粉固定于样品台上，利用离子溅射仪喷金、扫描电镜（S-4800）观察、拍照。

测定供试花粉的极轴长（P）、赤道轴长（E）、萌发孔宽、网眼大小、网脊宽等数量指标，每种的样本量为 20 粒。花粉粒形状以 P/E 值表示，表面纹饰的描述参考王伏雄等（1995）。

1.3 数据统计与分析

采用 SPSS 22 软件进行多重比较与聚类分析。依据 P/E、萌发孔宽、萌发沟数量、网眼宽、网脊宽、网眼宽/网脊宽等 6 个数量指标，结合复合沟有无，将数据标准化处理后参考荆玲侠等（2020）的方法，采用组间连接与欧氏距离法对供试材料进行聚类分析。

2 结果与分析

2.1 花粉粒大小及形状

供试 10 种报春中，宽裂掌叶报春、巨伞钟报春、林芝报春、工布报春与折瓣雪山报春等 5 种据记载为西藏特有种，而中甸灯台报春是我国特有种。对 10 种报春花属植物的花粉形态进行观察，结果见图 1 和表 2。供试花粉均为单粒花粉，花粉粒较小，且不同种间的花粉粒大小存在显著差异。其中，工布报春的花粉粒最小，平均极轴和赤道轴长分别为 7.07 μm×8.32 μm；暗紫脆蒴报春的花粉粒最大，为 16.41 μm×22.43 μm。

花粉形状以 P/E 比值表示，P/E 在 0.88～1.14 之间为近球形，0.50～0.88 为扁球形（王开发和王宪曾，1983）。供试 10 种报春中，中甸灯台报春与西藏报春的 P/E 值相对较大，花粉粒外观为近球形；其余 8 种报春的 P/E 值均在 0.50～0.88 之间，为扁球形，其中暗紫脆蒴报春和杂色钟报春的 P/E 值最小，仅为 0.73。10 种报春单粒花粉极面观多为钝三角形或近圆形，赤道面观多为扁球形、近球形。

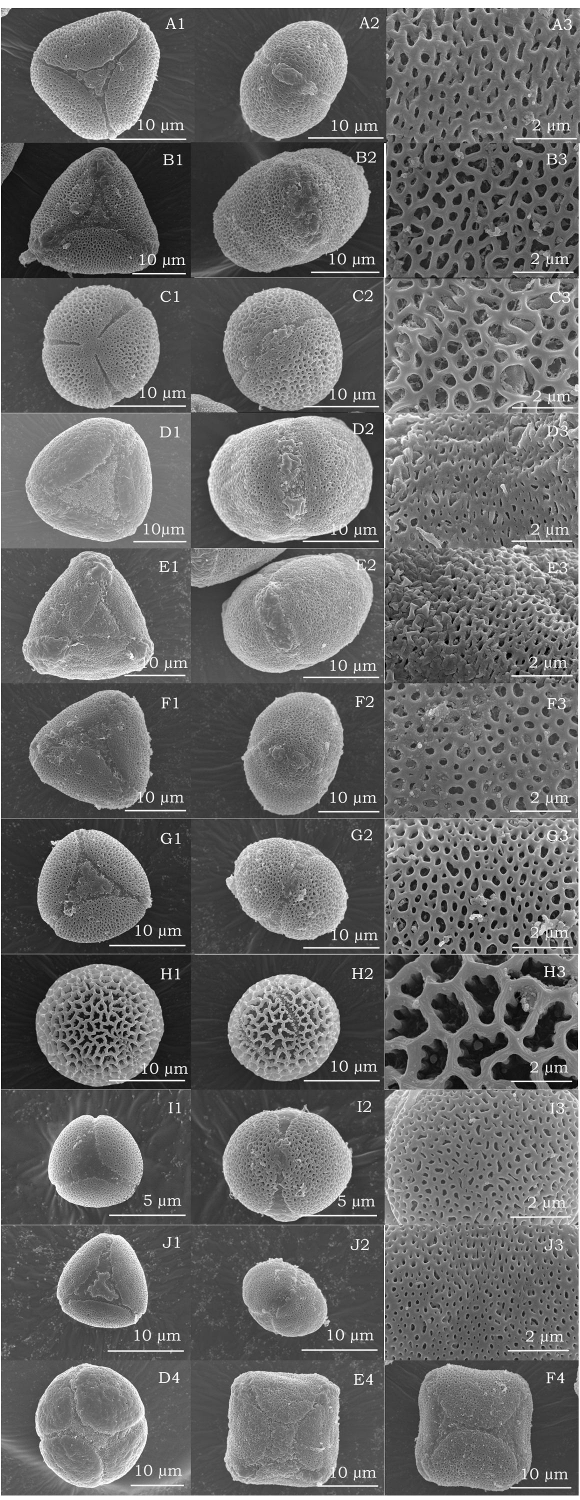
2.2 花粉萌发沟

供试花粉的萌发孔类型可分为 3 孔沟型与多沟型 2 大类。其中，西藏报春为多沟型花粉，一般具 6 沟。其余 9 种花粉均为 3 孔沟型，且大部分花粉（中甸灯台报春除外）的 3 沟均在极区汇合，形成复合沟（图 1），因此对萌发沟长度的观测较为困难，未进行测量。而萌发沟的宽度与花粉大小存在一定一致性，仍以暗紫脆蒴报春的萌发沟最宽（3.50 μm），工布报春和西藏报春最窄, 分别为 0.49 μm、0.53 μm。

此外，杂色钟报春、巨伞报春、林芝报春及白心球花报春 4 种报春在电子显微镜下都捕捉到极少量的具 4 沟的花粉存在（见图 1）。由于捕捉到的 4 沟花粉粒数量有限，其具体特点有待后续研究。

2.3 花粉纹饰形态特征

供试 10 种报春花粉粒外壁纹饰为网状、穴状，网眼形状呈现为圆形、椭圆形及不规则形状（表 2）。不同种间及同一种花粉粒外壁网眼大小不一，西藏报春网眼(0.82 μm)最大，白心球花报春(0.10 μm)最小，二者相差 0.72 μm。10 种报春的网脊宽不同，最大的西藏报春网脊宽为 0.33 μm，杂色钟报春、巨伞钟报春及白心球花报春网脊宽相对较小，分别为 0.14 μm、 0.15 μm 和 0.15 μm，最大与最小网脊宽之间仅相差 0.19 μm。因此认为，与网脊宽相比，报春花粉的网眼宽度在种内区别更明显。



A. 宽裂掌叶报春；**B.** 暗紫脆蒴报春；**C.** 中甸灯台报春；**D.** 杂色钟报春；**E.** 巨伞钟报春；**F.** 林芝报春；**G.** 折瓣雪山报春；**H.** 西藏报春；**I.** 工布报春；**J.** 白心球花报春。1、2 分别为花粉粒极面观和赤道面观，3 为花粉表面纹饰，4为3种报春的4孔沟花粉极面观。

A. *P. latisecta*; **B.** *P. calderiana*; **C.** *P. chungensis*; **D.** *P. alpicola*; **E.** *P. florindae*; **F.** *P. ninguida*; **G.** *P. advena*; **H.** *P. tibetica*; **I.** *P. kongboensis*; **J.** *P. atrodentata*. 1 and 2 represent the polar and equatorial view of pollen grains respectively, 3 represents the pollen exine sculpture, 4 represents stephanocolpate pollen of three *Primula* species .

图 1 报春花属植物花粉形态的电镜观察

Fig.1 Pollen morphology of 10 *Primula* species by SEM

表 2 10 种报春花属植物的花粉形态特征

Table 2 Pollen morphological characters of 10 *Primula* species

种名Species	极轴 Polar axis (μm)		赤道轴 Equatorial axis (μm)		P/E	萌发孔宽 Colporate width (μm)		网眼宽 Mesh width (μm)		网脊宽 Ridge width (μm)		纹饰 Exine ornamentation
	Mean±SE	*Cv* (%)	Mean±SE	*Cv* (%)		Mean±SE	*Cv* (%)	Mean±SE	*Cv* (%)	Mean±SE	*Cv* (%)	
1. 宽裂掌叶报春 *P. latisecta*	12.51±0.16d	4.62	16.96±0.43d	9.75	0.74	1.87±0.08d	20.09	0.22±0.02d	35.25	0.22±0.01bc	16.79	网状 Reticulate
2. 暗紫脆蒴报春 *P. calderiana*	16.41±0.15a	3.35	22.43±0.41a	6.58	0.73	3.50±0.19a	25.17	0.33±0.02c	27.65	0.24±0.01b	14.80	网状 Reticulate
3. 中甸灯台报春 *P. chungensis*	14.82±0.24c	4.82	16.22±0.21d	3.81	0.91	1.96±0.08cd	16.00	0.40±0.04b	35.06	0.20±0.01cd	19.53	粗网状 Coarsely reticulate
4. 杂色钟报春 *P. alpicola*	15.15±0.69c	14.46	20.70±0.36b	7.83	0.73	3.43±0.32ab	29.60	0.11±0.01f	32.55	0.14±0.002f	5.85	穴状 Foreolate
5. 巨伞钟报春 *P. florindae*	15.40±0.16bc	3.60	20.66±0.18b	3.56	0.75	3.05±0.17b	20.47	0.15±0.01ef	23.13	0.15±0.01f	18.75	网状 Reticulate
6. 林芝报春 *P. ninguida*	14.83±0.13c	2.82	19.42±0.34c	5.74	0.76	2.34±0.12c	18.36	0.21±0.02de	33.53	0.20±0.01cd	15.68	网状 Reticulate
7. 折瓣雪山报春 *P. advena*	11.29±0.16e	5.22	14.52±0.19e	4.75	0.78	1.85±0.07d	13.85	0.23±0.02d	35.42	0.18±0.01de	16.50	网状 Reticulate
8. 西藏报春 *P. tibetica*	15.91±0.18ab	4.48	16.24±0.40d	6.10	0.98	0.53±0.03f	16.08	0.82±0.04a	17.60	0.33±0.02a	18.79	粗网状 Coarsely reticulate
9. 工布报春 *P. kongboensis*	7.07±0.05g	2.91	8.32±0.16g	7.72	0.85	0.49±0.06f	39.47	0.15±0.01ef	19.99	0.16±0.01ef	13.20	穴状 Foreolate
10. 白心球花报春 *P. atrodentata*	9.22±0.11f	5.13	11.77±0.10f	4.14	0.78	1.35±0.06e	25.02	0.10±0.01f	25.92	0.15±0.01f	21.06	穴状 Foreolate

注：同列不同小写字母表示差异显著（P<0.05）。

Note：Different small letters within the same column indicate significant difference at P<0.05.

2.4 基于花粉性状的聚类分析

经聚类分析（图 2）可知，在辅助线 1（距离 3.5）处，钟花报春组的杂色钟报春与巨伞钟报春花粉的大部分性状较为接近，首先聚合，表明 2 者亲缘关系较近；雪山报春组的林芝报春、折瓣雪山报春与指叶报春组的宽裂掌叶报春聚合；分属粉报春组与球花报春组的工布报春与白心球花报春聚在一处。辅助线 2（遗传距离约 14.0）将供试材料分为 2 个类群，其中粉报春组的西藏报春由于 P/E 值、网眼宽、网脊宽和网眼宽/网脊宽较大，萌发沟数量多，萌发沟较窄，无复合沟等特点，单独聚为一类；而另一类群中，虽然中甸灯台报春具备 P/E 值、网眼宽及网眼宽/网脊宽较大，无复合沟等与西藏报春花粉特征上的相似性，但二者却未在辅助线 2 处聚在一起，而与另外 8 种报春聚为一类，表明二者之间萌发沟类型上的差异可能在聚类分析中起到更为重要的作用。

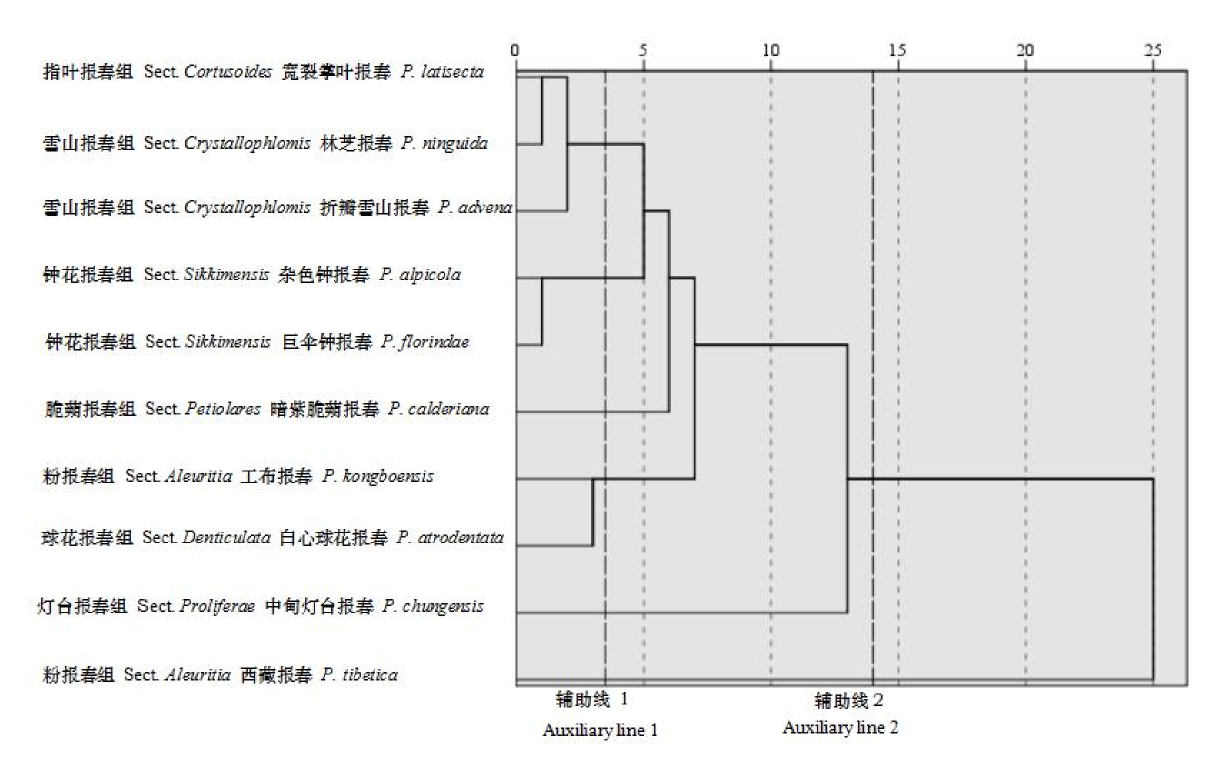


图 2 10 种报春花的花粉形态聚类图

Fig.2 Clustering analysis of pollen characteristics in 10 *Primula* species

3 讨论

3.1 西藏 10 种报春花属植物孢粉学特征的讨论

报春花属植物的花粉一般以单粒形式存在，为扁球形、近球形至长球形。总体来看， 10 种报春花的花粉粒大小存在一定差异，其中大部分花粉大小在 10～25 μm 之间，属于小型花粉（王开发和王宪曾，1983）。而工布报春因极轴与赤道轴长均小于 10 μm，为极小型花粉。供试报春在不同种间的花粉大小均有所差异，但并未表现出组间的区别，这可能与供试种类的数量较少有一定关系。加之，考虑到花柱二型性对花粉大小的影响（刘小梅等，2015；边晓萌等，2016），花粉大小可能不宜作为组间或种间划分的依据。

从花粉萌发沟类型来看，报春花属大部分种类具 3 沟或 3 孔沟，同时也有少部分报春花为多沟或散孔型花粉（Chen, 2009；徐丛云，2019）。除西藏报春外，供试报春一般为 3 萌发孔沟，且大部分种类的花粉萌发沟在极区汇合，形成复合沟，这一研究结果与前人研究结论相一致，故该区域的试验结果可以为本属植物的分类提供参考。西藏报春的花粉因萌发

沟为多沟型，且网眼大小、网眼宽/网脊宽比值均较大，外壁纹饰为粗网状等特点，与其余 9 种报春甚至同为粉报春组的工布报春均存在较大差异，表明粉报春组花粉形态可能存在丰富的多样性。目前，已知多沟型花粉主要发现于报春花属的倒卵叶报春组、藏报春组、毛茛叶报春组和 Sect. *Armerina* 等 5 个组（Anderberg et al., 2000；Shao et al., 2012），而欧洲、北美将西藏报春归为 Sect. *Armerina*（Hu & Sylvia, 1996），也间接印证了西藏报春为多沟型花粉的结论。

根据花粉外壁纹饰类型，可将观察的报春花属植物归纳为穴状和网状 2 种类型，网状纹饰又分为细网与粗网状 2 种情况。其中杂色钟报春、工布报春与白心球花报春为穴状纹饰，其余为网状纹饰；网状纹饰中只有西藏报春和中甸灯台报春为粗网状类型。前人研究认为，花粉的外壁纹饰呈现出由简单平滑向复杂类型演化的趋势（Walker, 1974）。与外壁纹饰无穿孔的花粉相比，具穿孔的较进化；穿孔直径与网脊宽度比值大的花粉进化程度更高。袁涛和王莲英（1999）研究认为，野生牡丹的花粉表面纹饰演化顺序大致为小穴状—穴状—网状—粗网状 4 个阶段。这一观点是否适用于报春属植物尚有待于验证，但若据此推测，西藏报春、中甸灯台报春则相对较为进化，杂色钟报春、工布报春与白心球花报春较为原始。而从萌发孔的演化顺序来看，一般认为由 3 沟到多沟、散沟型，再向散孔型演化（M. 温坎坡和郑卓，1990；徐丛云，2019）。由此，可初步推断，多沟型的西藏报春花粉可能是相对较为进化的一种类型，但准确的结论仍需进一步深入研究其系统发育才能得出。

3.2 花粉形态对研究报春花分类的意义

基于花粉形态的聚类分析与供试报春的植物学形态分类表现出一定的一致性。其中，钟花报春组的杂色钟报春与巨伞钟报春花粉亲缘关系较近。而雪山报春组的林芝报春、折瓣雪山报春虽然具有较近的亲缘关系，但与指叶报春组的宽裂掌叶报春未区分开。同属粉报春组的工布报春和西藏报春则由于在孢粉学特征上的明显差异，保持了相对较远的亲缘关系，这与粉报春组较为庞杂，可能不是自然类群的观点类似（黎昌汉，2017）。

一般认为，花粉的形态结构在属、种间具有一定的保守性，可为植物分类及亲缘关系分析提供重要佐证。同时，也需要注意的是，花粉的部分形态特征易受居群、个体及地理环境等因素影响（顾欣和张延龙，2013），具有其复杂性。因此，在利用孢粉学特征进行分类时，主要指标的选取往往十分关键。张硕等（2014）认为萌发沟的数量在凤仙花种内缺乏稳定性，不宜作为该属植物的分类依据。虽然也有研究表明，受花柱二型性、地理环境等因素影响，报春花的花粉形态在同一物种内也可能存在一定程度的变异，但其主要与花粉大小、外壁纹饰等有关（刘小梅等，2015；边晓萌等，2016）。相对而言，报春花属的萌发孔类型较为保守（刘小梅等，2015），这与凤仙花属的研究恰恰相反，可能与不同属的具体情况有关。

总之，供试 10 种报春花属植物的孢粉学特征存在一定的种间差异，对植物学分类有积极的参考价值，但植物分类是一门非常复杂的科学，分类过程中仍需结合形态学特征、分子生物学等多方面综合考虑。

参考文献：

ANDERBERG AA, EL-GHAZALY G, 2000. Pollen morphology in Primula sect. *Carolinella* (Primulaceae) and its taxonomic implications[J]. Nord J Bot, 20(1): 5-14.

BIAN XM, MU HL, MA YL, et al., 2016. Pollen Morphology of Natural *Primula maximowicizii* Populations[J]. J Plant Genet Resour, 17(2): 257-265. [边晓萌，穆绘莉，马玉磊，等，2016. 胭脂花野生居群花粉形态多样性研究[J]. 植物遗传资源学报，17(2)：257-265.]

CHEN ML, 2009. Comparative reproductive biology of *Primula merrilliana* Schltr. and *P. cicutariifolia* Pax[J]. Plant Syst Evol, 278(1-2): 23–32.

GU X, ZHANG YL, 2013. Pollen morphology observation of five wild and seven cultivated lily species[J]. J NW A & F Univ (Nat Sci Ed), 41(7): 195-200. [顾欣，张延龙，2013. 百合属 5 个野生种及 7 个栽培品种花粉形态的观察[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版)，41(7)：195-200.]

HALBRITTER H, SILVIA U, GRIMSSON F, et al., 2018. Illustrated pollen terminology[M]. Cham: Springer International Publishing: 37-65.

HU CM, SYLVIA K, 1996. Primulaceae[M]//WU ZY, RAVEN PH, HONG DY. Flora of China. Beijing: Science Press and St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 15: 39-189.

JING LX, BU CY, LI CN, et al., 2020. Genetic diversity of phenotypic traits in 25 *Jasminum* germplasm resources[J]. Chin J Trop Crop, 41(9): 1762-1769. [荆玲侠，卜朝阳，李春牛，等，2020. 25 份素馨属种质资源的表型性状遗传多样性研究[J]. 热带作物学报，41(9)：1762-1769.]

LI CH, 2017. Phylogeny and evolution of *Primula* section *Sikkimensis* (Primulaceae)[D]. Guangzhou: South China Agricultural University: 1-4. [黎昌汉，2017. 报春花属钟花报春组的系统进化研究[D]. 广州：华南农业大学：1-4.]

LIU L, ZHANG LY, DU H, et al., 2018. Effects of temprature, light and GA_3 on seed germination of 3 *Primula* species[J]. Seed, 37(11): 8-10, 15. [刘林，张良英，杜欢，等，2018. 温度、光照与 GA_3 对西藏 3 种报春花种子萌发的影响[J]. 种子，37(11)：8-10， 15.]

LIU SJ, 2014. A study of adaptive significance of distyly in *Primula* species[D]. Wuhan: Wuhan University: 13-15. [刘淑娟，2014. 报春花属植物二型花柱的适应意义研究[D]. 武汉：武汉大学:13-15.]

LIU XM, LIU YY, XIE F, et al., 2015. Intraspecific variability of pollen morphology of asuspicious species in the sect. *Ranunculoides*[J]. Bull Bot Res, 35(4): 494-498. [刘小梅，刘云云，谢菲，等，2015. 毛茛叶报春组一存疑种花粉形态的多样性研究[J]. 植物研究，35(4)：494-498.]

MADELEINE VC, ZHENG Z, 1990. Series of pollen morphology and phylogeny of angiosperms[J]. Acta Phytotaxon Sin, 28 (2): 103-111. [M. 温坎坡，郑卓，1990. 被子植物的花粉形态系列与系统发育[J]. 植物分类学报，28(2):103-111.]

SHAO JW, WU YF, KAN XZ, et al., 2012. Reappraisal of *Primula ranunculoides* (Primulaceae), an endangered species endemic to China, based onmorphological, molecular genetic and reproductive characters[J]. Bot J Linn Soc, 169(2): 338-349.

Walker J W, 1974. Evolution of exine structure in the pollen of primitive angiosperms[J]. Am J Bot, 61(8): 891-902.

WANG FX, QIAN NF, ZHANG YL, et al., 1995. Pollen flora of China[M]. Beijing: Science Press: 1-35. [王伏雄，钱南芬，张玉龙，等，1995. 中国植物花粉形态[M]. 北京：科学出版社，1995：1-35.]

WANG KF, WANG XZ, 1983. Palynology introduction[M]. Beijing: Peking University Press: 59-71.[王开发，王宪曾，1983. 孢粉学概论[M]. 北京：北京大学出版社：59-71.]

WANG PP, TURSUNGURI-TOHTI, HUANG JH, 2016. Pollen morphology of three species of *Elaeagnus* in Xinjiang and its taxonomic significance[J]. Guihaia, 36(6): 663-673. [王盼盼，吐尔逊古丽•托乎提，黄俊华，2016. 新疆胡颓子属三种植物的花粉形态及其分类学意义[J]. 广西植物，36(6)：663-673.]

WANG R, 2016. Four kinds of *Primula* introduction and domestication[D]. Yangling: Northwest A＆F University: 1-3. [王睿，2016. 四种报春花的引种与驯化[D]. 杨凌：西北农林科技大学:1-3.]

WU X, 2017. Germplasm resources and cytology of the genus *Primula* (Primulaceae) from China[D]. Guangzhou: South China Agricultural University: 1-6. [吴兴，2017. 国产报春花属（报春花科）种质资源及细胞学研究[D]. 广州：华南农业大学:1-6.]

XU CY, 2019. Pollen morphological variation and its systematic taxonomic significance of sect. *Ranunculoides* in *Primula* L. [D]. Wuhu: Anhui Normal University: 37-39.[徐丛云，2019. 报春花属(*Primula* L.)毛莨叶报春组花粉形态变异及其系统分类学意义[D]. 芜湖：安徽师范大学:37-39.]

YUAN T, WANG LY, 1999. Pollen morphology of several tree peony wild species and discussion on its evolution and taxonomy [J]. J Beijing For Univ, 21(1): 17-21. [袁涛，王莲英，1999. 几个牡丹野生种的花粉形态及其演化、分类的探讨[J]. 北京林业大学学报，21(1): 17-21.]

ZHANG J, JIANG XF, CHEN LL, et al., 2017. Altitudinal variations of the reproductive strategies of *Primula florindae*[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 37(7): 1404-1413. [张杰，蒋显锋，陈玲玲，等，2017. 巨伞钟报春繁殖策略随海拔梯度的变异[J]. 西北植物学报，37(7): 1404-1413.]

ZHANG S, GAO SP, ZHANG X, et al., 2014. Pollen morphology and its relationship to taxonomy of 13 species in the *Impatiens* (Balsaminaceae) from Ya'an of Sichuan, China[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 34 (3): 502–508.[张硕，高素萍，张雪，等，2014. 四川雅安地区 13 种凤仙花属植物花粉形态及其分类学意义[J]. 西北植物学报，34(3): 502-508.]

ZHENG WL, 1992. The germplasm resources and the habitat type of primroses on Sherjila Moutain in Tibet[J]. Acta Hortic Sin, 19(3): 261-266. [郑维列，1992. 西藏色季拉山报春花种质资源及其生境类型[J]. 园艺学报，19(3): 261-266.]

ZHOU L, YANG LY, ZHANG YC, et al., 2020. Genetic diversity analysis of 38 European primrose (*Primula vulgaris*) germplasm resources based on SSR markers[J]. Mol Plant Breed, 18(14): 4812-4820. [周琳，杨柳燕，张永春，等，2020. 基于 SSR 标记的 38 份欧洲报春种质资源遗传多样性分析[J]. 分子植物育种，18(14): 4812-4820.]